

Der Einfluß der Temperatur
auf die chemische Zusammensetzung
von Grillen (Gryllus, Orthopt.)

Der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Friedrich-Alexander-Universität

Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt

von

KLAUS HOFFMANN

aus Erlangen

Würzburg
Stürz AG, 1973

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg.

Dekan:	Prof. Dr. W. Heumann
Erstberichterstatter:	Prof. Dr. H. Remmert
Zweitberichterstatter:	Dr. G. Seitz
Tag der mündlichen Prüfung:	7. Februar 1973

Der Einfluß der Temperatur auf die chemische Zusammensetzung von Grillen (*Gryllus*, Orthopt.)*

Klaus-Hubert Hoffmann

II. Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Eingegangen am 1. April 1973

Effects of Temperature on Chemical Composition of Crickets (*Gryllus*, Orthopt.)

Summary. 1. Adult males and females of *Gryllus campestris* and *Gryllus bimaculatus* were kept at 3 and 5 constant temperatures respectively and at a fluctuating temperature for 3—4 weeks. The hemolymph and whole bodies of the treated crickets were analyzed for the osmotic pressure, contents of water, sodium, potassium, calcium and chloride and their main organic constituents, i.e. lipids, protein, free amino acids, total and low-molecular carbohydrates, polysaccharides, organic acids, nucleic acids and chitin. Males and females of *Gryllus bimaculatus* are characterized by the position of their hemolymph proteins in polyacrylamide electropherograms (Fig. 5).

2. The hemolymph in *Gryllus campestris* shows maximum osmotic pressure and maximum concentrations of all cations at 10°C. The concentration of total lipids, ninhydrin-positive substances and the freezing point depression of the body liquid in *Gryllus bimaculatus* are greatest at 5°C, whereas contents of aldoses and other carbohydrates are maximal at 13°C (Figs. 1—4).

3. Whole body analysis of *Gryllus bimaculatus* revealed highest concentrations of total lipids, total polysaccharides and ninhydrin-positive substances at 5°C, those of low-molecular carbohydrates and glycogen at 10°C. The lactate/pyruvate-ratio increases with decreasing temperature. The water content of these crickets is high at 27°C and low at 5°C; no essential differences were found in nucleic acids. The main storage substances seem to be lipid and polysaccharides (Figs. 6—13); an increase in lipids is correlated with a decrease in proteins.

4. The effects of a fluctuating temperature (+20°C/—1,5°C) on the inorganic and organic constituents of hemolymph and tissue are very different (Table 3).

5. Sex-dependent differences were demonstrated in the chemical composition of *Gryllus* at all temperatures.

6. The oxygen consumption is temperature dependent ($Q_{10} \approx 2.5$; Fig. 14).

Zusammenfassung. 1. Adulte *Gryllus campestris* und *Gryllus bimaculatus* wurden bei drei bzw. fünf verschiedenen konstanten und einer tagesperiodisch wechselnden Versuchstemperatur 3—4 Wochen lang gehalten und die Ganztiere bzw. ihre Hämolymphe auf Gesamtwassergehalt, osmotischen Druck, Gehalt an Na, K, Ca, Cl,

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg. — Unterstützt von der Deutschen Forschungsgemeinschaft durch eine Sachbeihilfe an Prof. Dr. H. Remmert, Erlangen.

Protein, NPS, Gesamtlipide, Gesamtkohlenhydrate, niedermolekulare Zucker, Polysaccharide, organische Säuren, Nucleinsäuren, Chitin und Aschegehalt untersucht. Die Hämolymphe wurde auf Polyacrylamid elektrophoretisch getrennt (Abb. 5).

2. Die Hämolymphe von *Gryllus campestris* weist bei der Gefrierpunktserniedrigung und allen anorganischen Kationen ein Maximum bei 10°C auf. Osmotischer Druck, Gesamtlipide und NPS der Hämolymphe von *Gryllus bimaculatus* haben bei 5°C ein Maximum, Gesamtprotein, Aldosen und Gesamtkohlenhydrate bei 13°C (Abb. 1—4).

3. Die Ganztieranalyse von *Gryllus bimaculatus* ergibt ein Maximum für Gesamtlipide, Gesamtpolysaccharide und NPS bei 5°C, für niedermolekulare Kohlenhydrate und Glykogen bei 10°C. Der Lactat/Pyruvat-Quotient nimmt mit fallender Temperatur zu, der Wassergehalt der Tiere dagegen ab. Die Nucleinsäuren unterscheiden sich bei den verschiedenen Haltungstemperaturen nur sehr wenig, Chitin zeigt keine Veränderungen. Die größten Variationen in Abhängigkeit von der Haltungstemperatur findet man bei den Lipiden und den Polysacchariden. Die Summe aus den Trockengewichten von Proteinen und Lipiden ist bei allen Haltungstemperaturen annähernd gleich, einer Zunahme an Lipiden bei tiefen Temperaturen stehen gleich große Abnahmen an Proteinen gegenüber (Abb. 6—13).

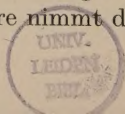
4. Die Wechseltemperatur wirkt bei den verschiedenen untersuchten Parametern unterschiedlich (Tabelle 3).

5. Bei fast allen Stoffklassen ist ein ausgeprägter Sexualdimorphismus vorhanden.

6. Der Sauerstoffverbrauch ist temperaturabhängig mit einem Q_{10} -Wert von etwa 2,5.

A. Einleitung

Die Zusammensetzung der Hämolymphe und Gewebe poikilothermer Organismen ist vielfach untersucht worden (Wyatt, 1961; Collatz u. Speck, 1970; Schwemmler, 1971). Differenzen wurden in Abhängigkeit von der systematischen Verwandtschaft (Sutcliffe, 1963; Wang u. Patton, 1968; Wülker *et al.*, 1969; Pappas *et al.*, 1971), von der Ernährung der Versuchstiere (Geest, 1968; Pichon, 1970; Speck u. Urich, 1972), vom Entwicklungsstadium (Hollweg, 1970; Walker *et al.*, 1970; Yoo, 1970; Bursey u. Lane, 1971; Nettles u. Branda, 1971; Speck u. Urich, 1971; Uhler *et al.*, 1971), vom Jahreszyklus (Kirchner, 1964; Armitage *et al.*, 1972; Speck *et al.*, 1972) und vom Geschlecht (Marty u. Zalta, 1966) gefunden. Das gilt auch für die hier interessierenden Grilliden. Quantitative Änderungen im Protein-, Aminosäure- und Lipidspiegel der Hämolymphe von *Acheta domesticus* fanden Nowosielski u. Patton (1965) während der Imaginalhäutung und bis zu 30 Tage im adulten Leben. Das gleiche Tier zeigt cyclische Schwankungen in der Gesamtblutzuckerkonzentration im Tageslauf (konst. Temperatur, LD 12/12) (Nowosielski u. Patton, 1964). Die prozentuale Fettsäurezusammensetzung ändert sich von der 3. bis zur 11. Woche des postembryonalen Lebensabschnittes nicht und ist weitgehend unabhängig von der Diät, die Gesamtlipidmenge der Tiere nimmt dagegen bis zur 8. Woche stark



zu (Hutchins u. Martin, 1968). *Gryllus bimaculatus* zeigt ein *Acheta domesticus* sehr ähnliches Fettsäuremuster (Fast, 1967). An Tieren des ersten und zweiten Larvenstadiums von *Gryllus bimaculatus* bestimmte Krishnakumaran (1962) verschiedene Fermentaktivitäten, ATP und den Totalstickstoffgehalt. Mit jedem Lebenstag zeigen fast alle untersuchten Enzyme beträchtliche Veränderungen ihrer Aktivität.

Kaum bearbeitet ist jedoch die Frage, ob die Zusammensetzung der Hämolymphe von Insekten und der Aufbau von Reservestoffen in ihren Geweben bei konstanter Photoperiode (Harwood u. Takata, 1965) von der Haltungs- und Zuchttemperatur beeinflussbar sind (Rao, 1962; van Handel, 1966; Sømme, 1966; Adijodi u. Nayar, 1968; Collatz, 1972). Der Stoffbestand heterothermer Organe von homoiothermen Tieren zeigt zum Teil eine unmittelbare Abhängigkeit von der Außentemperatur. Während im Kern von Rentieren gesättigte Fettsäuren vorherrschen, spielen stark ungesättigte Fettsäuren in der Peripherie eine Rolle — und zwar um so mehr, je tiefer die Außentemperatur sinkt (Irving, 1972). Der Sättigungsgrad der Depotfette von Hamstern fällt bei niedrigen Temperaturen ab (Fawcett u. Lyman, 1954). Bei poikilothermen Organismen wurde im Zusammenhang mit dem Problem der Temperaturadaptation sehr oft die Wirkung verschiedener Temperaturen des normalen Aktivitätsbereiches auf verschiedene Stoffwechselgrößen von Ganztieren (Bullock, 1955; Precht *et al.*, 1963, 1966, 1968) und einzelnen Organen (Wohlschlag, 1960; Jankowsky, 1966, 1968; Newell, 1966; Hochachka, 1967; Somero u. Hochachka, 1971; Baldwin u. Aleksik, 1973) untersucht, der Gesamtstoffbestand der Tiere wurde dabei jedoch weitgehend unberücksichtigt gelassen. Aber gerade diese Frage scheint bei ökologischen Ansätzen über die Weitergabe von Energie in einer natürlichen Nahrungskette von besonderem Interesse zu sein (Kayama *et al.*, 1963; Farkas u. Herodek, 1964).

Als Versuchstier bot sich die Gattung *Gryllus* an, da sie in mehreren Arten Lebensräume mit starken Temperaturschwankungen im Tages- und Jahreslauf bewohnt. Die mitteleuropäische Feldgrille *Gryllus campestris* besiedelt trockene, meist baumlose Hänge in Höhen bis zu 2000 m NN., die Mittelmeerfeldgrille *Gryllus bimaculatus* bevölkert ähnliche Biotope Südeuropas bis Nordasien und Westafrika.

B. Material und Methoden

I. Versuchstiere und Tierhaltung

130 adulte *Gryllus campestris* wurden im Mai/Juni 1970 an einem baumlosen Südwesthang des Ehrenbürgs (515 m NN.) 15 km nordöstlich von Erlangen gefangen und ca. 600 *Gryllus bimaculatus* von der Firma Grigfarm, Wittinsburg/Schweiz bezogen. Alle Tiere wurden einzeln in Plastikbechern auf Sand drei bis vier Wochen bei der gewählten Temperatur, 55–85% relativer Luftfeuchte (RF) und

Tabelle 1. Organische Substanzen im Feldsalat (*Lactuca sativa*) in mg/g FGW

Gesamtprotein	3,20
Gesamtlipide	2,07
Polysaccharide	1,14
Niedermolekulare Zucker	2,62
Glukose	0,45
Ninhydrinpositive Substanzen	0,83
Analysenrückstand (Zellulose etc.)	6,54

16:8 Licht/Dunkelwechsel (4.00 bis 20.00 Uhr Tag->200 Lux) gehalten. Die tägliche Fütterung erfolgte mit ca. 100 mg Kopfsalat (*Lactuca sativa*) pro Tier und Wasser bis 48 Std vor der Hämolymphentnahme bzw. der Abtötung. Einmalig während der Haltungszeit erhielten alle Grillen nach 10 Tagen einige Kristalle einer Vitaminmischung¹. Die Tiere nahmen bei 13°, 10° und 5°C nur wenig oder gar keine Nahrung mehr zu sich, bei 5°C führten sie auch fast keinerlei Bewegungen mehr aus. *Lactuca sativa* wurde als Futter gewählt, da er außer niedermolekularen Zuckern nur sehr wenige organische Substanzen enthält (Tabelle 1) und damit ein eventuell vorhandener Einfluß der Diät auf den Speicher- und Verteilungsmechanismus im Tier nur sehr gering sein kann. Andererseits genügen auch bei den hohen Temperaturen die verfütterten Mengen zur Verhinderung von Hungereinwirkungen bei adulten Grillen, nicht jedoch bei im Wachstum befindlichen Larven (Merkel, 1973). Alle Tiere waren schon geschlechtsreif und befanden sich mindestens vier Wochen nach ihrer Imaginalhäutung.

II. Versuchsbedingungen

Gryllus campestris — Mai/Juni 1970: Haltung bei +27°C — 50% RF, +20°C — 55% RF, +10°C — 80% RF und der Wechseltemperatur +20°C/−1,5°C — 55/85% RF; zwischen 4.00 und 20.00 Uhr (Tag) wurden +20°C, zwischen 20.00 und 4.00 Uhr (Nacht) −1,5°C appliziert. Im Versuchstier ist der ganze Temperatursprung jeweils nach ca. 120 min erfolgt (Messung mit Thermofühler und Nachlaufschreiber der Fa. Lange). Die Wechseltemperatur entspricht annähernd einem rechnerischen Mittelwert von +13°C.

Gryllus bimaculatus — Oktober 1971, Januar bis März 1972 (Hämolympheanalysen, Sauerstoffverbrauch). — März/April 1972 (Ganztieranalysen): Haltung bei +27°C — 55% RF, +20°C — 55% RF, +13°C — 70% RF, +10°C — 90% RF, +5°C — 75% RF und +20°C/−1,5°C — 45/85% RF. Jede Versuchsgruppe enthielt 30–40 Tiere. Die Hämolymphentnahme bzw. Abtötung der Tiere erfolgte stets zwischen 9.00 und 15.00 Uhr, also während der Aktivitätsphase der Grillen (Cloudsley-Thompson, 1961).

III. Entnahme und Analyse der Hämolymphe

Die Gewinnung von 25–150 µl Hämolymphe pro Individuum erfolgte durch Einstechen einer Glaskanüle dorsal in den Pericardialsinus unmittelbar hinter dem Pronotum und Absaugen in eisgekühlte Eppendorfgefäße. Durch Zugabe einiger Kristalle Phenylthioharnstoff p. A. wurde eine Melanisierung verhindert. Zur Ent-

1 Für die Überlassung der Vitaminmischung danke ich Herrn Dr. Boness, Fa. Bayer Leverkusen.

fernung von Zellresten wurden die Proben 10 min bei 3500 UpM und $+4^{\circ}\text{C}$ zentrifugiert und mit Ausnahme der Hämolympfproben für die Proteinbestimmungen bis zur Analyse bei -28°C eingefroren. Die Bestimmung des osmotischen Druckes erfolgte mit dem Mikrokryoskop (Ramsey u. Brown, 1955) und dem Halbmikroosmometer der Fa. Knauer. Für die Abbildungen wurde der osmotische Druck auf Gefrierpunktserniedrigung in Grad Celsius umgerechnet. Die Messungen der Natrium-, Kalium- und Calciumkonzentrationen wurden mit dem Flammenphotometer PF 5 der Fa. Zeiss nach einer Mikromethode von Herrmann u. Sxellhorn (1953) durchgeführt. Die Aufstellung der Eichkurven erfolgte unter Berücksichtigung von störenden Begleitlonen nach Herrmann u. Alkemade (1960). Chlorid wurde titrimetrisch nach Schales u. Schales (1941) bestimmt, Gesamtprotein mit Biuretreagenz nach Mattenheimer (1966) und Rinderserumalbumin als Standard, Gesamtkohlenhydrate mit der Anthronreaktion nach Roe (1955), Aldosen nach der o-Toluidin-Methode, Gesamtlipide mit Phosphorsäure-Vanillin-Reagenz (Testsatz 3321 der Fa. Merck) und ninhydrinpositive Substanzen nach Lee u. Takahashi (1966) mit L-Glutaminsäure (Serva) als Standard. Frischgewicht und Trockengewicht wurden gravimetrisch erfaßt. Eine Auftrennung der Hämolympfproteine erfolgte mit der Technik der Polyacrylamid-Diskelektrophorese (Davis, 1964) in 7%igem Trenngel und Tris-Glycin-Puffer bei anodischem bzw. Dimethylpyridin-Glycin-Puffer bei kathodischem Lauf. Anfärbung der Banden mit 1% Coumassie-Brilliant-Blau (Maurer, 1968), densitometrische Auswertung mit einem Photometer und Nachlaufschreiber der Fa. Eppendorf. Trotz der zu erwartenden großen individuellen Streuungen (Nowosielski u. Patton, 1964) wurden alle Messungen in Doppelbestimmungen an der Hämolymphe von Einzeltieren durchgeführt.

IV. Ganztieranalysen

Die Ganztieranalysen wurden nach Abtötung der Tiere in eisgekühltem Methanol mit dem Trennungsgang und den Bestimmungsmethoden nach Speck u. Urich (1969) und Collatz u. Speck (1970) durchgeführt. In Abänderung und Ergänzung wurden die Nucleinsäuren aus einem Aliquot des Homogenates nach Linzen u. Waytt (1964) extrahiert, die DNA mit Diphenylamin nach Burton (1956) und Heringssperma-DNA (Serva) als Standard bestimmt, die RNA mit Orcin nach Mejbbaum (1939) und Hefe-RNA (Boehringer) als Standard. Lactat und Pyruvat wurden mit den entsprechenden Boehringer-Tests direkt in der Fraktion der Intermediärprodukte bestimmt, der Aschegehalt der Tiere aus einem Aliquot des Homogenates gravimetrisch nach Trocknen bei 105°C und Glühen bei 550°C (Hinsberg u. Lang, 1957). Für den Trennungsgang wurden je 1,5 ml eines Ganztierhomogenates verwendet, K und 2K mit je 4 ml konzentriertem bzw. 50%igem Methanol versetzt und mit destilliertem Wasser auf das Endvolumen von 10 ml gebracht, das Anthronreagenz zur Bestimmung der Kohlenhydrate mit 1% Thioharnstoff stabilisiert. Die Bestimmung der Jodzahlen erfolgte nach der bromometrischen Methode von Trappe (1938). Alle Messungen wurden als Doppelbestimmungen durchgeführt.

V. Messung des Sauerstoffverbrauches

Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauches erfolgte nach der manometrischen Warburg-Methode in Verbindung mit einem Durchflußkühlgerät der Fa. Lauda. Je 1 ml Kohlendioxid-Puffer nach Pardee (99% CO_2 -Absorption) wurde in die zentral gelegenen Absorptionsbecher der 32 ml-Manometriegefäße pipettiert und zur Vergrößerung der Oberfläche ein Streifen Filterpapier (Schleicher und Schüll Nr. 1575) eingelegt. Perlongazestücke schützten die Versuchstiere vor der Puffer-

lösung. Die Ablesung der Meßwerte erfolgte je nach Versuchstemperatur 3—6 Std lang in 10—60 min-Intervallen. Die Temperaturkonstanz blieb für alle Meßbereiche bis auf $\pm 0,1^\circ\text{C}$ gewahrt; zwei Thermobarometer registrieren die Luftdruckschwankungen. Die Eingewöhnungszeit für die Tiere in den Meßgefäßen betrug ca. 30 min. Alle Ergebnisse wurden auf mm^3 Sauerstoffverbrauch pro Gramm Frischgewicht und Stunde umgerechnet.

VI. Statistische Auswertung

Nach Berechnung der Mittelwerte $\bar{x}$ und der Standardabweichungen s für jede Versuchsreihe wurde auf die Meßergebnisse nach einem vorgegebenen Programm (Diehl combitron S-Programmhefte Statistik I und psychologische Statistik) die Varianzanalyse und ein einfacher t -Test nach Student angewendet. Die P -Werte im t -Test sind den Tafeln von Weber (1967) entnommen. In Abb. 12 wurde die einfache lineare Regression berechnet.

C. Ergebnisse

I.1. Osmotischer Druck und ionale Zusammensetzung in der Hämolymphe von *Gryllus campestris* und *Gryllus bimaculatus*

Abb. 1 und 2 zeigen einen einheitlichen Kurvenverlauf für den osmotischen Druck und die anorganischen Ionenkonzentrationen in der Hämolymphe von adulten *Gryllus campestris*. Die Gefrierpunktserniedrigung ist bei 10°C ($\Delta T = 1,109^\circ\text{C}$) signifikant ($P < 0,01$) höher als bei 20°C ($0,894^\circ\text{C}$), bei der Wechseltemperatur jedoch etwa gleich hoch ($0,921^\circ\text{C}$) wie bei 20 und 27°C . Auch der Gehalt an Kalium und Calcium ist bei 10°C signifikant ($P < 0,05$) erhöht (15,9 mM/l und 12,7 mM/l gegen 12,5 mM/l und 8,7 mM/l), während die Zunahme der Natriumionen nur gering ist. Natrium und Calcium nehmen bei der Wechseltemperatur gegenüber allen anderen Versuchstemperaturen erheblich ab. Für Chlorid konnten keine signifikanten Unterschiede ermittelt werden. Die Konzentrationen der gemessenen anorganischen Ionen nehmen bei $+10^\circ\text{C}$ bedeutend weniger zu, als aufgrund der Differenz im osmotischen Druck zu erwarten wäre (Tabellen Dokumenta Geigy, 1968), obwohl zu berücksichtigen ist, daß einige Ionen wie Magnesium, Bicarbonat und Hydrogenphosphat nicht bestimmt wurden (Tabelle 2).

Daher müssen andere osmotisch wirksame Substanzen wie z. B. freie Aminosäuren und Zucker bei tiefen Temperaturen vermehrt in der Hämolymphe vorhanden sein. Zur Prüfung dieser Frage wurde der Bestand an organischen Substanzen in der Hämolymphe von jeweils 9—27 Männchen und Weibchen von *Gryllus bimaculatus* analysiert.

Die Hämolymphe von *Gryllus bimaculatus* besitzt bei allen Versuchstemperaturen eine um etwa $0,2^\circ\text{C}$ geringere Gefrierpunktserniedrigung als *Gryllus campestris* (Abb. 1, oben). Sie erreicht bei 5°C ein signifikantes Maximum von $0,804^\circ\text{C}$ ($P < 0,05$). Vergleiche des gravimetrisch ermittelten Hämolympfvolumens (Richardson *et al.*, 1931) mit dem Gesamtwas-

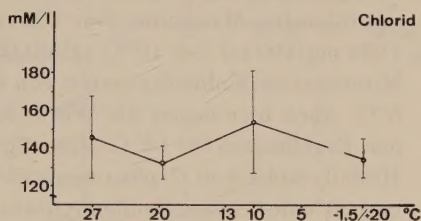
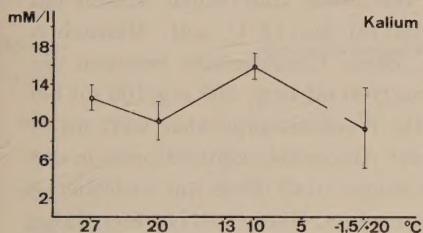
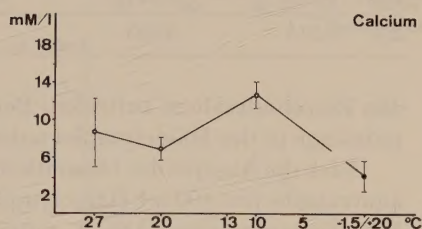
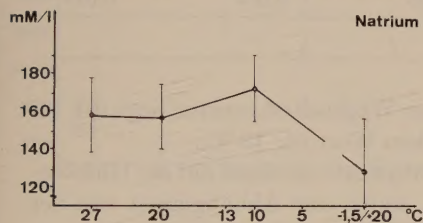
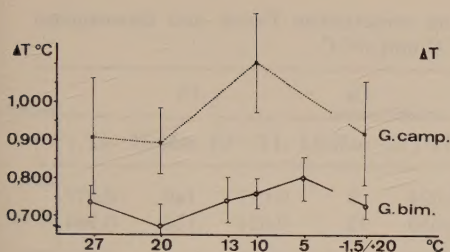


Abb. 1

Abb. 2

Abb. 1. *Gryllus campestris*. Gefrierpunktserniedrigung, Gehalt an Natrium und Kalium in der Hämolymphe

Abb. 2. *Gryllus campestris*. Calcium und Chlorid in der Hämolymphe

sergehalt der Tiere ergeben, daß die Hämolymphe nur 25—30% des Gesamtwassers ausmacht.

I.2. Organische Substanzen in der Hämolymphe von *Gryllus bimaculatus*

Die Menge der Gesamtlipide zeigt eine sehr deutliche Abhängigkeit von der Versuchstemperatur (Abb. 3, oben), wobei die Lipidkonzentration in der Hämolymphe weiblicher Tiere (0,6—1,9% des Gesamtblutes) stets größer ist als bei Männchen (0,2—1,3%). Bei männlichen Tieren erhöht sich der Lipidspiegel von 193 mg/100 ml Hämolymphe bei 10°C um das 6fache auf 1280 mg/100 ml bei 5°C. Weibchen zeigen schon bei 13 und 10°C eine erhöhte Lipidkonzentration, die bei 5°C ein Maximum von 1902 mg/100 ml erreicht, wenngleich hier sehr starke Streuungen unter

Tabelle 2. *Gryllus campestris*. Differenz im osmotischen Druck und Ionenspiegel zwischen 20° C und 10° C

	ΔT (°C)	Na		K		Ca		Cl	
		mMol/l ΔT (°C)		mMol/l ΔT (°C)		mMol/l ΔT (°C)		mMol/l ΔT (°C)	
20° C	0,894	158	0,293	13	0,024	9	0,017	146	0,271
10° C	1,109	172	0,320	16	0,030	13	0,024	153	0,284
Diff.	0,215		0,027		0,006		0,007		0,013
$\Sigma \Delta$	0,215		0,053						

den Einzelindividuen auftreten. Bei der Wechseltemperatur liegt die Lipidmenge in der Hämolymphe unter dem Wert für 13° C.

Auch die Analyse der Gesamtkohlenhydrate, bezogen auf mg Glukose-äquivalente pro 100 ml Hämolymphe, ergibt eine Abhängigkeit von der Versuchstemperatur (Abb. 3, unten). Weibliche Individuen weisen ein signifikantes Maximum von 682 mg/100 ml bei 13° C, auf, Männchen 1039 mg/100 ml bei 10° C ($P < 0,001$). Beide Geschlechter besitzen ein Minimum an Kohlenhydraten von 60 mg/100 ml bzw. 168 mg/100 ml bei 5° C. Auch hier liegen die Werte für die Wechseltemperatur weit unter den Ergebnissen für 13° C. Messungen der Aldosenkonzentrationen in der Hämolymphe von *Gryllus bimaculatus* zeigen, daß diese nur zwischen 6 und 30% der Gesamtkohlenhydrate ausmachen, Männchen besitzen dabei stets etwas mehr Aldosen im Blut als Weibchen (Abb. 4, oben); mit einer Ausnahme liegen die Extremwerte für diese Monosaccharide und für die Gesamtkohlenhydrate bei gleichen Temperaturen.

Für die Bestimmung der Gesamtproteinkonzentration des Plasmas wurde die Hämolymphe nach Entfernung der Hämocyten durch Zentrifugation bei 0° C nicht tiefgefroren, sondern sofort analysiert (Stephen u. Johnson, 1962). Die Gesamteiweißkonzentration beträgt je nach Versuchstemperatur bei weiblichen Tieren 1,13—5,69 g/100 ml, bei Männchen 1,01—1,70 g/100 ml Hämolymphe (Abb. 4, Mitte). In beiden Geschlechtern tritt das Maximum bei 13° C, das Minimum bei 20° C auf. Adaptiert man die Tiere an die Wechseltemperatur, so findet man eine gegenüber 13° C signifikant erniedrigte Proteinkonzentration ($P < 0,05$ bzw. $P < 0,001$), die eher den Werten von 20° C entspricht. Eine Aminoacidämie in der Hämolymphe ist ein biochemisches Charakteristikum für Insekten (Florkin, 1959), unter den *Exopterygotes* allerdings weniger stark ausgeprägt als bei den *Endopterygotes*. *Gryllus bimaculatus* zeigt bei den höheren Temperaturen (20 und 27° C) einen Aminosäurespiegel von etwa 300 mg/100 ml, bei Temperaturen von 5—13° C liegt er zwischen 450 und 650 mg/ml Hämolymphe (Abb. 4, unten). Die Meßwerte für die Wechseltemperatur reihen sich wieder unter den Werten für 20 und 27° C ein.

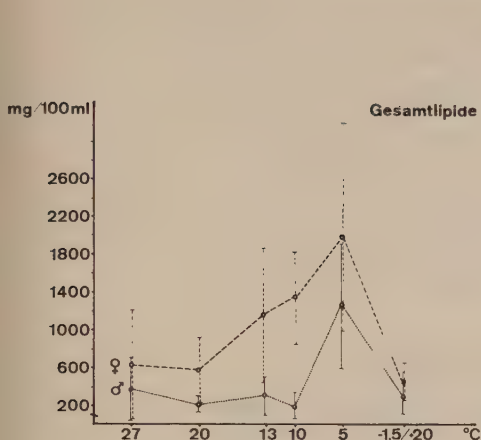


Abb. 3

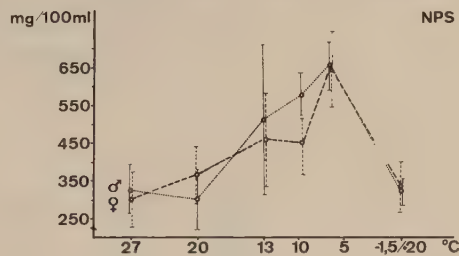
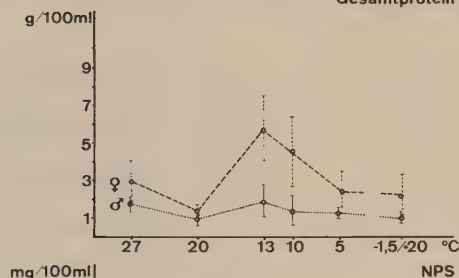
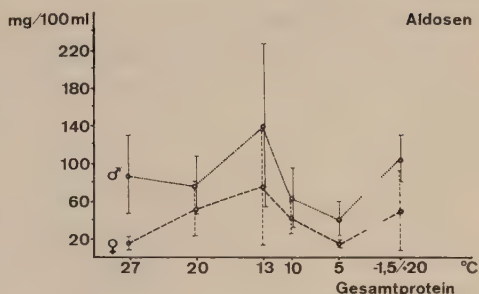
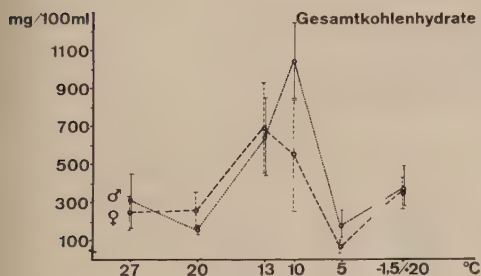


Abb. 4

Abb. 3. *Gryllus bimaculatus*. Gesamtlipide und Gesamtkohlenhydrate in der Hämolymphe

Abb. 4. *Gryllus bimaculatus*. Aldosen, Gesamtproteine und ninhydrinpositive Substanzen in der Hämolymphe

Für die Polyacrylamid-Diskelektrophorese wurde die Hämolymphe zur Vermeidung einer Gerinnung nach Entnahme sofort eisgekühlt und 10 μ l mit der gleichen Menge 40%iger Saccharoselösung versetzt. Wie Marty u. Zalta (1966) schon an *Gryllus campestris* zeigten, finden sich auch bei *Gryllus bimaculatus* unabhängig von der Haltungstemperatur in beiden Geschlechtern mindestens vier Fraktionen, die zur Kathode wandern. Diese Fraktionen mit relativ geringer elektrophoretischer Beweglichkeit stellen die basischen Proteine dar, die sicherlich zur Gruppe der Histone gehören. Sie sind vor allem zum Zeitpunkt der Imaginalhäutung reichlich vorhanden (Marty u. Zalta, 1966). Ein Maß für die elektrophore-

tische Beweglichkeit von Proteinfractionen stellt der *Rf*-Wert dar. Zur besseren Übersicht wurden alle Gele in drei Zonen eingeteilt:

		Molekulargewicht (nach Kulkarni u. Mehrotra, 1970)
Zone I:	$Rf \times 100 = 0-25$	130 000—480 000
Zone II	$Rf \times 100 = 25-65$	40 000—130 000
Zone III	$Rf \times 100 = 65-100$	15 000—40 000

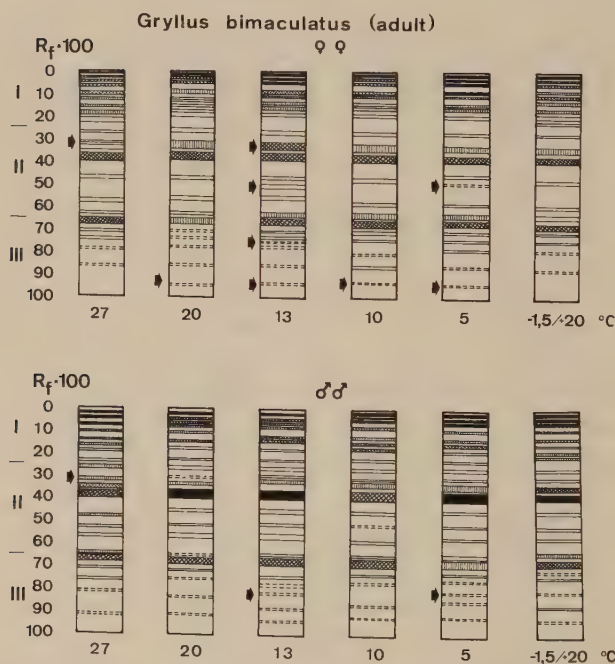


Abb. 5. *Gryllus bimaculatus*. Elektrophoretische Auftrennung der Proteine in der Hämolymphe: Anodisch wandernde Fraktionen

20—22 zur Anode wandernde Fraktionen konnten je nach Versuchstemperatur bei Weibchen gefunden werden (Abb. 5), wobei die Hälfte zu den wenig wandernden Proteinen der Zone I gehört. Eine auffällige Temperaturabhängigkeit zeigt die erste Bande der Zone II ($Rf = 31-33$). Während sie bei 13°C stark gefärbt auftritt, ist sie bei allen anderen Versuchstemperaturen deutlich schwächer zu erkennen. Bei 27°C wird sie durch zwei Fraktionen ersetzt, die nur sehr wenig Protein enthalten.

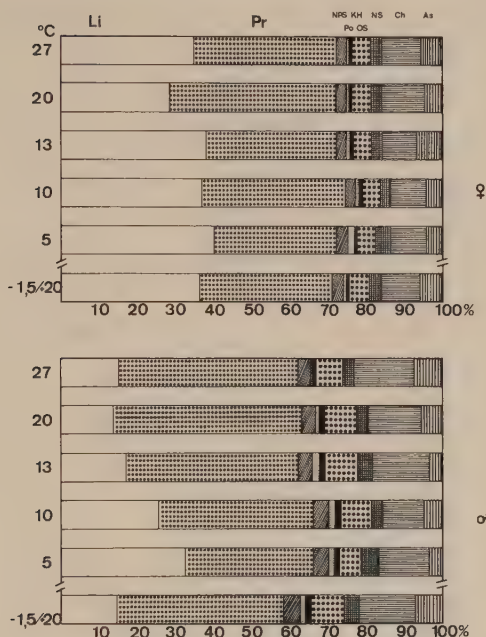


Abb. 6. *Gryllus bimaculatus*. Zusammensetzung der Trockensubstanz weiblicher und männlicher Tiere. *Li* Lipide, *Pr* Protein, *NPS* ninhydrinpos. Substanzen, *Po* Polysaccharide, *KH* niedermol. Kohlenhydrate, *OS* organ. Säuren, *NS* Nucleinsäuren, *Ch* Chitin, *As* Asche

Darüberhinaus tritt bei 13°C eine zusätzliche Bande bei $R_f = 50$ auf, die auch bei 5°C noch zu erkennen ist. Die Zahl der Banden in Zone III erhöht sich bei 13°C auf sechs gegenüber fünf bei 20, 10 und 5°C sowie vier bei 27° und -1,5/+20°C. Auch bei Männchen konnten 21 anodische Eiweißfraktionen gefunden werden. Ein zusätzlicher Streifen mit $R_f = 28-30$ bestätigt zusammen mit der unterschiedlichen Gesamtproteinkonzentration in beiden Geschlechtern einen sexuellen Dimorphismus aufgrund der zirkulierenden Proteine der Hämolymphe. Die verschiedenen Pigmente, die die Hämolymphe gelb färben, zeigen eine schwache Wanderung zur Anode, sie wandern unterschiedlich bei Weibchen und Männchen. Eine Identifizierung der Eiweißfraktionen steht noch aus.

II. Organische Substanzen von *Gryllus bimaculatus* aus der Ganztieranalyse

Abb. 6 gibt einen Überblick über den Aufbau der Tiere aus den einzelnen Stoffklassen in Abhängigkeit von der Haltungstemperatur. Nin-

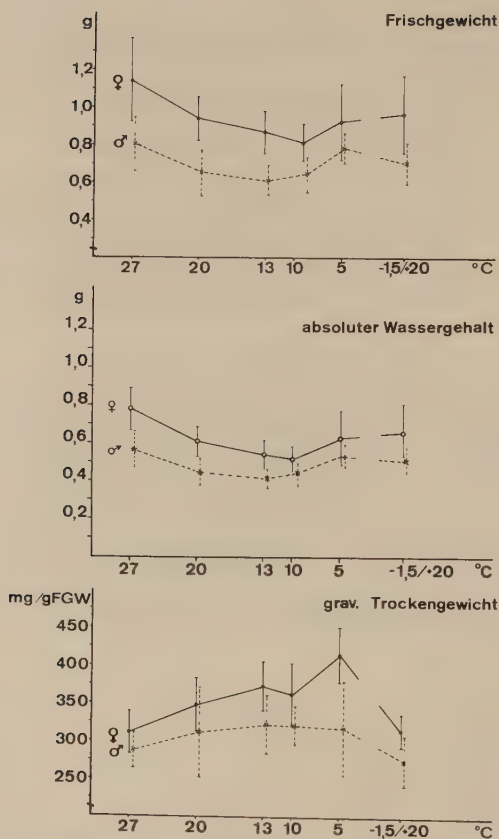


Abb. 7. *Gryllus bimaculatus*. Frischgewicht in g nach 4 Wochen Haltung, absoluter Wassergehalt der Tiere in g und gravimetrisch ermitteltes Trockengewicht in mg/g FGW

hydrinpositive Substanzen, niedermolekulare Kohlenhydrate und die organischen Säuren bilden dabei als stoffwechselaktive, nicht strukturbildende Substanzen zusammen mit den anorganischen Ionen die „Intermediärprodukte“. Je nach Versuchstemperatur konnten bei Weibchen 73,5—90,0% des gravimetrisch bestimmten Gesamttrockengewichtes durch die Einzelbestimmungen erfaßt werden, bei Männchen 80,2—96,8%. Gesamtprotein und die Gesamtlipide stellen mit etwa je einem Drittel die Hauptbestandteile an organischen Substanzen dar, während sich das letzte Drittel auf ninhydrinpositive Substanzen, säure- und alkalilösliche Polysaccharide, niedermolekulare Kohlenhydrate, organische Säuren, Nucleinsäuren, Chitin und die Asche verteilt.

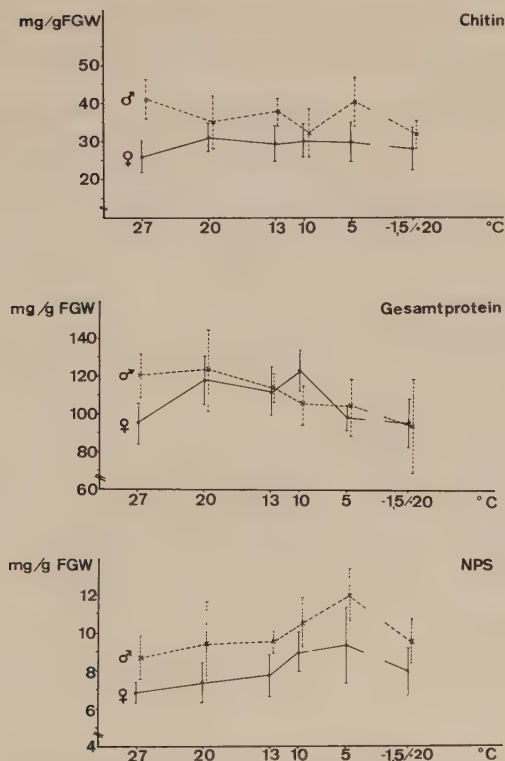


Abb. 8. *Gryllus bimaculatus*. Chitin, Gesamtprotein und ninhydrinpositive Substanzen aus der Ganztieranalyse

Das Frischgewicht der Grillen nach einer Haltungszeit von 3—4 Wochen (Abb. 7, oben) verläuft in beiden Geschlechtern parallel zu ihrem absoluten Wassergehalt (Abb. 7, Mitte). Weibliche Tiere sind bei allen Temperaturen 0,2—0,3 g schwerer als Männchen gleicher Altersstufe. Die Variabilität des Wassergehaltes pro Gramm Frischgewicht bzw. des Trockengewichtes in mg/g FGW ist bei den Weibchen höher als bei den Männchen. Der *t*-Test zeigt, daß ihr ermitteltes Trockengewicht von 347,69 mg/g FGW bei 20 °C auf 414,85 mg/g FGW bei 5 °C signifikant ansteigt ($P < 0,001$) und zur Wechseltemperatur $-1,5/ + 20$ °C ebenso signifikant auf 315,66 mg/g FGW wieder abfällt (Abb. 7, unten). Letzterer Wert liegt weit unter dem Ergebnis für 13 °C. Weibchen haben bei allen Haltungstemperaturen ein um 7—24% höheres Trockengewicht als Männchen. Der Chitinanteil ist mit 2,6—4,1% des Frischgewichtes erheblich größer als bei der Spinne *Tegenaria atrica* (Collatz u. Speck, 1970). Die höheren Werte für männliche *Gryllus* (Abb. 8, oben) resultieren aus

dem kompakteren Bau ihrer Flügeldecken, der für die Lauterzeugung notwendig ist. Signifikante temperaturbedingte Unterschiede im Chitin-gehalt treten nicht auf.

Der Aschegehalt der Ganztiere liegt in beiden Geschlechtern zwischen 8 und 24 mg/g FGW und schwankt unter den Einzeltieren erheblich.

Der hohe Gehalt an Gesamtproteinen von 94,99—122,69 mg/g FGW bei Weibchen und 93,56—123,60 mg/g FGW bei Männchen aus der Ganztieranalyse (Abb. 8, Mitte) gegenüber 2,8—8,4 mg/g FGW in ihrer Hämolymphe gibt deutlich die Anreicherung von Proteinen in den Geweben, wohl hauptsächlich in Form von Proteingranula in den Fettkörpern, wieder (Locke u. Collins, 1967). Während die Gesamtproteinkonzentration in den Geweben weiblicher Tiere Parallelen zur Hämolymphe aufweist, fällt sie bei Männchen linear mit der Temperatur ab. Die Werte für die Wechseltemperatur liegen unter den 13°C-Werten. Die Gesamtkonzentration an ninhydrinpositiven Substanzen ist mit 6,88—9,41 mg Glutaminsäureäquivalenten pro Gramm Frischgewicht bei Weibchen und 8,75—12,06 mg/g FGW bei Männchen annähernd 8fach so hoch wie in der Hämolymphe. In beiden Geschlechtern steigt die Gesamtkonzentration an freien Aminosäuren mit fallender Temperatur signifikant an (27°C/5°C: $P < 0,01$ bzw. $P < 0,001$), entsprechend ihrem Verlauf in der Hämolymphe (Abb. 8, unten). Die Zunahme des Anteiles der freien Aminosäuren in der Hämolymphe an den Gesamtaminosäuren aus der Ganztieranalyse bei tiefen Temperaturen von 5—13°C (13,5—17,0%) gegenüber 27°, 20° und -1,5/+20°C (9,1—10,5%) unterstreicht ihre Bedeutung für den osmotischen Ausgleich und die Proteinsynthese. Neben den freien Aminosäuren existieren in den „Intermediärprodukten“ noch gebundene Aminosäuren, die erst durch saure Hydrolyse freigesetzt werden und hier nicht bestimmt wurden. Weibliche Grillen enthalten mit 76,48—123,04 mg/g FGW bei allen Temperaturen mehr Fette (Eiproduktion) als männliche mit 34,06—100,02 mg/g FGW (Abb. 9). Ein signifikanter Anstieg an Gesamtlipiden bei fallender Außentemperatur ist in beiden Geschlechtern zu finden ($\text{♀ } 27^\circ/10^\circ$: $P < 0,05$; $\text{♂ } 27^\circ/5^\circ$: $P < 0,001$). Das Maximum bei 5°C stimmt mit dem Maximum für die Hämolymphe überein und deutet auf die Wechselwirkung zwischen Hämolymphe als Transportorgan und Fettkörper als Speicherorgan hin; nur 1,0—3,9% der Gesamtlipide finden sich in der Hämolymphe. Der Anteil der einzelnen Lipidklassen am Gesamtlipid und eine eventuelle Beeinflussung durch die Umgebungstemperatur müssen noch untersucht werden.

Die von verschiedenen Autoren (Fraenkel u. Hopf, 1940; Munson, 1953; Lewis, 1962; Barlow, 1964; Farkas u. Herodek, 1964; Johnston u. Roots, 1964) an mehreren poikilothermen Organismen gefundene Tatsache, daß sich der Sättigungsgrad ihrer Fette proportional zur Umgebungstemperatur verhält, konnte auch hier zumindest für weibliche

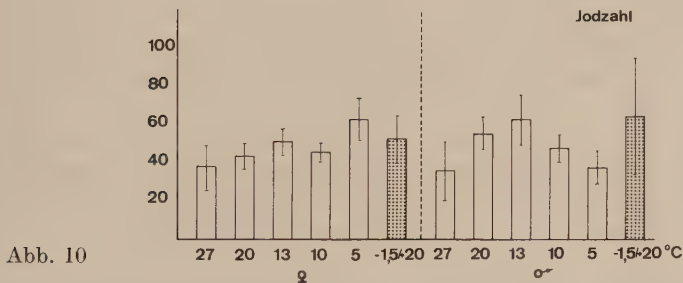
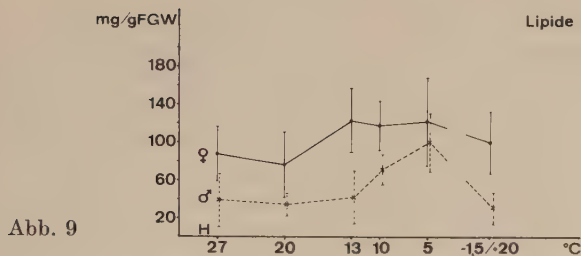


Abb. 9. *Gryllus bimaculatus*. Gesamtlipide aus der Ganztieranalyse

Abb. 10. *Gryllus bimaculatus*. Änderungen der Jodwerte in Abhängigkeit von der Haltungstemperatur

Gryllus bimaculatus bestätigt werden (Abb. 10), nämlich eine signifikante Zunahme der Jodzahl von 27°C über 13°C nach 5°C ($P < 0,01$). Auch bei männlichen Tieren steigt der Jodwert von 27°C nach 13°C an, fällt dann aber zu 5°C wieder auf das Niveau von 27°C ab. Mit 36,0—64,8 liegen alle Jodzahlen in dem für Insektenfette typischen Bereich.

Der Bestand an niedermolekularen Kohlenhydraten ist etwa gleich groß wie der an Polysacchariden. Von den Zuckern entfällt nur ein kleiner Teil auf Glukose, das nichtreduzierende Disaccharid Trehalose ist wie bei vielen anderen Insekten das am stärksten vertretene Kohlenhydrat (Nowosielski u. Patton, 1964) und kann bei Energiebedarf rasch in den Fettkörpern synthetisiert werden (Chefurka, 1964; Florkin u. Scheer, 1970). Männchen haben 14—31% mehr niedermolekulare Kohlenhydrate als Weibchen, bei beiden ergibt sich eine signifikante Erhöhung bei 13 und 10°C gegenüber 27°C ($P < 0,001$ bzw. $P < 0,05$) und ein leichter Abfall zu 5°C. Der gesamte Kurvenverlauf (Abb. 11, oben) stimmt gut mit den Werten für Aldosen aus der Hämolymphe überein. Bei der Haltungstemperatur $-1,5/+20$ °C findet man weniger niedermolekulare Kohlenhydrate als bei 13°C, in Weibchen sogar noch gering

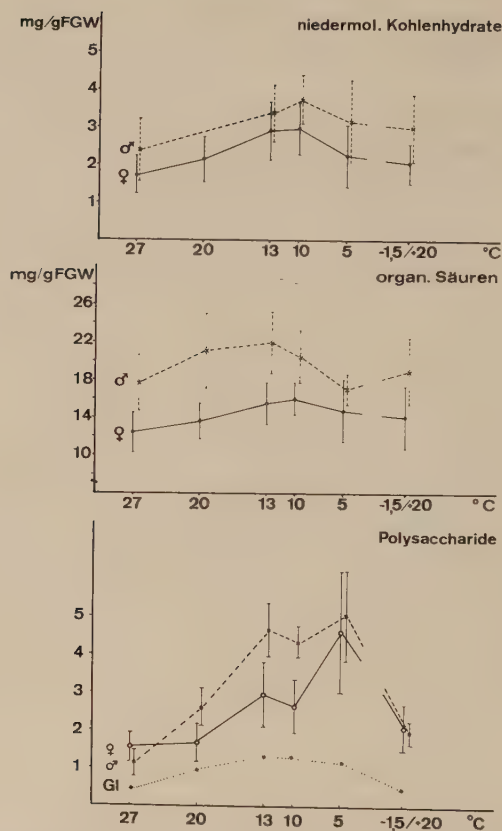


Abb. 11. *Gryllus bimaculatus*. Niedermolekulare Kohlenhydrate, organische Säuren und Polysaccharide aus der Ganztieranalyse. Gl Glykogen

weniger als bei 20°C. Die zur Bestimmung der Zucker verwendete Anthronreaktion erfaßt nur neutrale Hexosen, nicht dagegen z. B. Aminozucker.

Die etwa gleichsinnig verlaufenden Kurven für niedermolekulare Kohlenhydrate und organische Säuren (Abb. 11, Mitte) drücken die enge stoffwechselphysiologische Verknüpfung der niedermolekularen „Intermediärprodukte“ aus (Speck u. Urich, 1972). Die summarisch erfaßten organischen Säuren zeigen wie die Zucker einen signifikanten Anstieg von 27°C nach 13 bzw. 10°C ($P < 0,01$ bzw. $P < 0,001$), einen Abfall zu 5°C und deutlich höhere Werte bei 13°C als bei -1,5/+20°C. Vergleichbar mit den niedermolekularen Zuckern enthalten Männchen 13,2—35,2% mehr organische Säuren als Weibchen. Die gravimetrisch bestimm-

ten „Intermediärprodukte“ liegen meist über der Summe aus den Werten für Zucker, Aminosäuren und organische Säuren. Nicht berücksichtigt sind hierbei aber die anorganischen Bestandteile der „Intermediärprodukte“, saure Nukleotide, Pigmente und andere Substanzen, die nicht einzeln bestimmt werden konnten.

Die auffallendsten Reaktionen auf die Haltungstemperatur zeigen die Polysaccharide. Die säurelöslichen Polysaccharide, also hauptsächlich freies Glykogen, nehmen bei tiefen Temperaturen gegenüber 27°C um 356 bzw. 338 % zu, nämlich von 0,30 auf 1,39 mg/g FGW (Weibchen -13°C) und von 0,50 auf 1,68 mg/g FGW (Männchen -10°C). Bei -1,5/+20°C fallen die Werte wieder auf das Niveau von 27°C ab (Abb. 11, unten). Insgesamt besitzt *Gryllus bimaculatus* bei 27°, 20° und -1,5/+20°C etwa gleichviele säurelösliche und alkalilösliche Polysaccharide, während letztere bei 13°, 10° und 5°C um das 2–5fache gegenüber Glykogen zunehmen, in beiden Stoffklassen treten relativ hohe Streuungen unter den Einzeltieren auf. Die Parallelität des Kurvenverlaufes der säurelöslichen Polysaccharide mit den niedermolekularen Kohlenhydraten weist auf die Wechselbeziehungen von Trehalose und Glukose mit Glykogen in Hämolymphe und Fettkörper hin. Darüber hinaus dürften noch Strukturpolysaccharide vorhanden sein, die sich durch die Hydrolyse mit 2 n Kalilauge nicht von der Proteinkomponente abtrennen lassen oder nicht mit Alkohol fällbar sind und daher mit Anthron nicht nachgewiesen werden können.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Chitingehalt und die organischen Säuren die größte Konstanz in Abhängigkeit von der Haltungstemperatur aufweisen, stärker variieren der Wassergehalt, die Lipide, Proteine, ninhydrinpositive Substanzen und die niedermolekularen Kohlenhydrate, am stärksten die Polysaccharide.

Änderungen von Synthese und Speicherung der organischen Substanzen setzen Änderungen in der Dynamik des Stoffwechsels voraus. Beispiele dafür sind die Temperaturabhängigkeit des Lactat/Pyruvat-Verhältnisses und des RNA/DNA-Quotienten. Abb. 12 zeigt eine Beziehung zwischen den Konzentrationen der Endprodukte aus der Glykolyse und der Haltungstemperatur von adulten *Gryllus bimaculatus*. Da die Werte unter den Einzelindividuen erheblich streuen, wurde auf das Einzeichnen einer Standardabweichung verzichtet und die Einzelmeßpunkte aufgetragen bzw. der Streubereich zwischen dem kleinsten und größten Meßwert angegeben. Die Geraden in Abb. 12 (oben und Mitte) stellen die lineare Regression aus den Mittelwerten von Männchen und Weibchen dar. Eine Erniedrigung der Haltungstemperatur bis 5°C verursacht eine lineare Abnahme des Pyruvatgehaltes bei gleichzeitiger Zunahme von Lactat, wie auch bei *Periplaneta* (Chefurka, 1964) bei weiblichen *Gryllus* deutlich stärker ausgeprägt als bei Männchen.

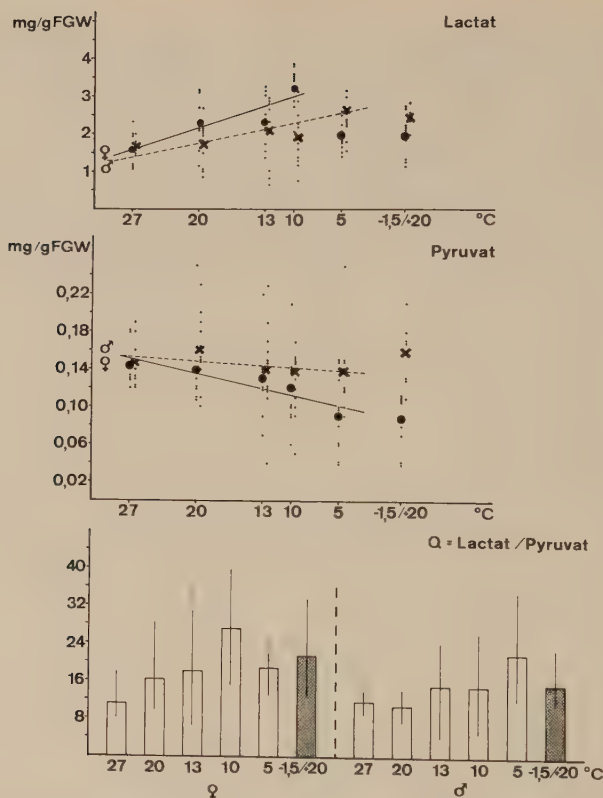


Abb. 12. *Gryllus bimaculatus*. Gehalt an Lactat und Pyruvat aus der Ganztieranalyse, Quotient aus Lactat/Pyruvat. • Weibchen, × Männchen

Der Anstieg des Lactat/Pyruvat-Quotienten bei niederen Temperaturen deutet auf einen hohen Anteil an anaerober Glykolyse hin. Vergleichbare Befunde wurden für den Lactat- und Pyruvatgehalt in *Tenebrio molitor* von Heitlindemann (1972) erhalten. Das Lactat/Pyruvat-Verhältnis der Grillen aus der Wechseltemperatur $-1,5/+20^{\circ}\text{C}$ ist mit dem der 13°C -Tiere zu vergleichen. Der Nucleinsäuregehalt der Gewebe adulter *Gryllus bimaculatus* kann unter Berücksichtigung der Tatsache, daß ca. 25% des Frischgewichtes auf die Hämolymphe entfallen, mit ungefähr 10 mg/g FGW angesetzt werden, wobei sich RNA zu DNA etwa wie 7:1 verhalten (Abb. 13). Diese Werte sind mit Larven- und Puppenstadien von *Bombyx mori* zu vergleichen (Chinzei u. Tojo, 1972), liegen aber weit über den Ergebnissen für *Orconectes limosus* (Speck u. Urich, 1972) oder den Durchschnittswerten von Säugerorganen. Männliche und

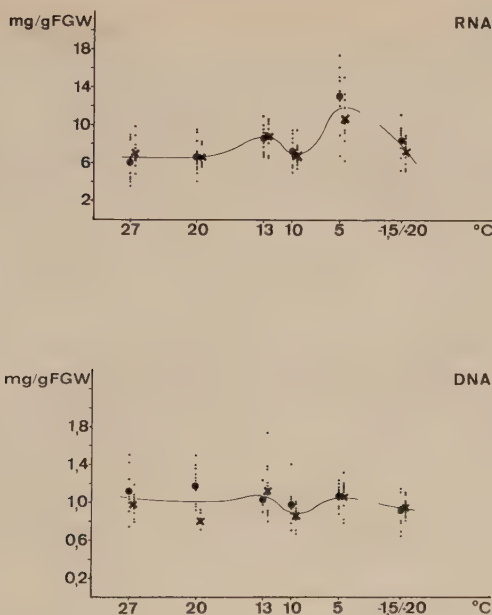


Abb. 13. *Gryllus bimaculatus*. Gehalt an RNA und DNA aus der Ganztieranalyse.
• Weibchen, × Männchen

weibliche Tiere unterscheiden sich kaum voneinander. Nur sehr geringe Variationen zeigen die Nucleinsäuren der adulten Tiere bei den verschiedenen Haltungstemperaturen, nämlich kleine Anstiege an RNA bei 13 und 5°C; die Unterschiede im RNA/DNA-Quotienten sind jedoch nicht signifikant ($P > 0,05$).

III. Der Sauerstoffverbrauch von *Gryllus bimaculatus*

Keine Anhaltspunkte für eine Adaptation konnten bei adulten Männchen von *Gryllus bimaculatus* für den Sauerstoffverbrauch im Temperaturbereich von 5—27°C gefunden werden, die Q_{10} -Werte liegen durchweg im Bereich von zwei. Der Sauerstoffverbrauch fällt von 706 mm³/g·h bei 27°C auf 87 mm³/g·h bei 5°C ab, signifikante Unterschiede zwischen Tag- und Nachtmessungen (LD 16:8) konnten nicht festgestellt werden (Abb. 14). Die gefundenen Werte stimmen genau mit den Angaben von Richards (1963) für männliche und weibliche *Periplaneta americana* überein. Ein weiterer Anstieg des Sauerstoffverbrauches bei Erhöhung der Temperatur von 27°C bis zum Vorzugstemperaturbereich der adulten Grillen von etwa 34°C (Ferkau u. Hoffmann, in litt.) ist zu erwarten.

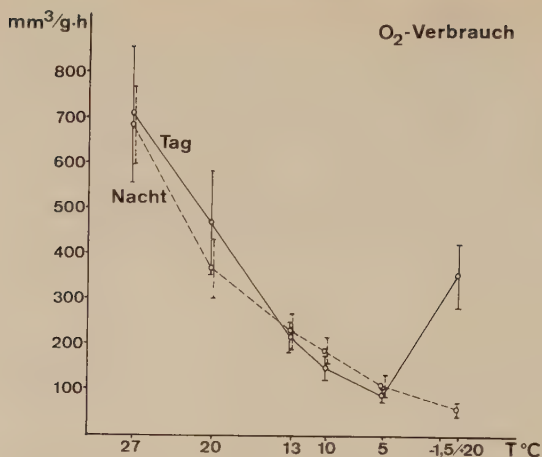


Abb. 14. *Gryllus bimaculatus* (Babinskas, 1973). Sauerstoffverbrauch männlicher Tiere in $\text{mm}^3/\text{g} \cdot \text{h}$

Bei der Wechseltemperatur $-1,5/+20^\circ\text{C}$ (8:16 Std) ist der Sauerstoffverbrauch am Tage (20°C) ungefähr 6fach höher als bei der Nachttemperatur, mit $352 \text{ mm}^3/\text{g} \cdot \text{h}$ jedoch niedriger als bei den Tieren aus der konstanten Haltungstemperatur von 20°C ($468 \text{ mm}^3/\text{g} \cdot \text{h}$). Berechnet man den Sauerstoffverbrauch für 24 Std, so liegt der Wert für die Wechseltemperatur mit $6200 \text{ mm}^3/\text{g}$ Tiergewicht deutlich über dem rechnerischen Mittelwert von 13°C ($5500 \text{ mm}^3/\text{g}$ FGW), aber erheblich unter dem Sauerstoffverbrauch von $10500 \text{ mm}^3/\text{g}$ FGW bei 20°C . Der relative Anstieg der Respirationsraten mit steigender Temperatur — das heißt der prozentuale Anstieg pro Grad Celsius — ist am unteren Ende des Temperaturbereiches am höchsten.

D. Diskussion

Gryllus bimaculatus zeigt in der feuchten und in der trockenen runden Temperaturorgel nach Krüger (1951) eine Vorzugstemperatur im Bereich um 34°C (Ferkau u. Hoffmann, in litt.). Adulte Tiere dieser Art lassen sich über mehrere Wochen zwischen 5 und 34°C halten, sie ertragen sogar langfristig tagesperiodische Temperaturschwankungen zwischen $-1,5^\circ\text{C}$ und $+20^\circ\text{C}$ (8/16 Std). Larven zeigen sich als noch weniger temperaturempfindlich als adulte Tiere. Vorzugstemperatur und Optimum für Wachstum oder Mortalität stimmen wie bei vielen anderen Insekten (Schmidt, 1967) nicht überein. Den größten Gewichtszunahmen der Larven und jungen Imagines von *Gryllus bimaculatus* und ihrer kürzesten

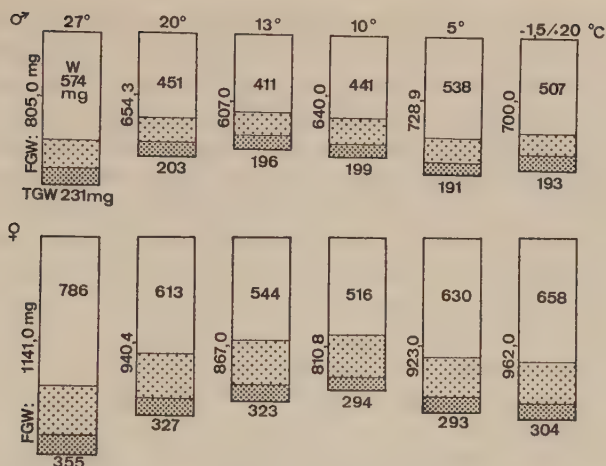


Abb. 15. *Gryllus bimaculatus*. Mittelwerte aus Frischgewicht, Wassergehalt und Trockengewicht. • Proteine und Lipide, × restliche Trockensubstanzen jeder Versuchsgruppe nach 3—4 Wochen Haltung

Entwicklungszeit bei 34°C und optimaler Fütterung stehen relativ hohe Mortalitätsziffern gegenüber, während das Wachstum bei dem für die Mortalität als günstig anzusehenden Bereich um 27°C wesentlich langsamer verläuft (Ferkau u. Hoffmann, in litt.). Eine Nahrungsaufnahme findet nur im Temperaturbereich über 10°C statt. Bei diesen Temperaturen und dem gebotenen Futter nehmen die Imagines im Laufe von drei bis vier Wochen absolut und in geringem Maße auch hinsichtlich ihres Trockengewichtes zu. Das gegenüber 10°C höhere Frischgewicht der 5°C-Tiere beruht auf einer vermehrten Wasseraufnahme, während ihr absolutes Trockengewicht in beiden Geschlechtern geringerer ist als bei 10°C (Abb. 15). Die Gesamtzusammensetzung von *Gryllus bimaculatus* entspricht dem Stoffspektrum der landbewohnenden, räuberischen Arachnide *Tegenaria atrica* (Collatz u. Speck, 1970), wenn letztere auch einen als Reserve anzusehenden wesentlich höheren Wassergehalt aufweist. Nach einer Haltung von etwa vier Wochen unter den genannten Bedingungen zeigen Imagines charakteristische Verschiebungen in ihrem Stoffbestand. Deutlich sichtbar ist eine Erhöhung des Lipidpegels im Ganztier bei Temperaturen von 13°, 10° und vor allem bei 5°C. Auch bei Moskitos (Lang, 1963), Spinnen (Collatz, 1972) und Krebsen (Collatz, 1969; Speck *et al.*, 1972) tritt als direkte Reaktion auf niedrige Temperaturen eine solche Lipidspeicherung auf. *Orconectes limosus* zeigt im Februar und März eine intensive Proteinsynthese bei gleichzeitiger Ab-

nahme von Reservelipiden. Die Bildung von fast 1000 mg Protein/Tier geht jedoch nur zu einem Teil auf Kosten der Reserven in Lipiden und Kohlenhydraten, offenbar konnten die Tiere auch in kalten Monaten noch Nahrung aufnehmen und verwerten. Bei *Gryllus bimaculatus* erfolgt die Lipidspeicherung zumindest bei 5°C sicher ohne Nahrungsaufnahme, die Tiere liegen teilweise bereits in Kältestarre. Abb. 6 zeigt, daß die Summe der Trockengewichte aus Proteinen und Lipiden bei allen Haltungstemperaturen annähernd konstant bleibt, 71,0—74,5% des Gesamt-trockengewichtes bei Weibchen und 58,0—66,0% bei Männchen. Den bei tiefen Temperaturen vermehrten Lipiden stehen in allen Fällen entsprechend verringerte Proteinmengen gegenüber. Der überschüssige Stickstoff wird vermutlich als Harnsäure abgelegt (Kilby, 1963; Bursell, 1967), was für *Gryllus bimaculatus* aber noch überprüft werden muß. Für derartige Neusynthesen und die damit verbundenen erheblichen Umkonstruktionen im Tierkörper spricht das bei allen Temperaturen annähernd gleiche Verhältnis von RNA zu DNA und das veränderte Proteinmuster der Hämolymphe. Die Größe der Umsetzungsraten mancher Enzyme scheint in einem weiten physiologischen Bereich temperaturunabhängig zu sein, was auch schon bei anderen poikilothermen und noch unvollständig homoiothermen Tieren bestätigt wurde (*Paralithodes camtschatica*, *Ornithorhynchus anatinus*, *Tachiglossus aculeatus*), die häufig sehr wechselnden Umgebungstemperaturen ausgesetzt sind (Somero, 1969; Baldwin u. Aleksik, 1973).

Das Gesamtbild der Hämolymphe entspricht dem bei ursprünglichen Insekten allgemein gefundenen Schema (Prosser u. Brown, 1966; Schwemmler, 1971) und galt mit seinem hohen Na/K-Verhältnis lange Zeit als typisch für fleischfressende Insekten. Herbivoren sollten durch einen sehr hohen Kaliumgehalt und ein Na/K-Verhältnis <1 charakterisiert sein. Tobias (1948) fand jedoch, daß bei Schaben das Na/K-Verhältnis unabhängig von der Diät der Tiere ist. Auch unsere Grillen zeigen nach vierwöchiger reiner Pflanzennahrung (*Lactuca sativa*) keinen Ansatz zu einer Änderung ihres Ionensystems in der Hämolymphe. Infolge des herabgesetzten Wassergehaltes der Tiere pro Gramm Frischgewicht bei niederen Temperaturen ist die Konzentration aller Stoffe in der Hämolymphe deutlich erhöht. Das gilt für anorganische Ionen in der gleichen Weise wie für Lipide, Proteine, Kohlenhydrate und ninhydrinpositive Substanzen. Im einzelnen ergeben sich jedoch stoffklassen- und geschlechtsspezifische Unterschiede, die gerade wegen der Übereinstimmung von Hämolymphe- und Ganztieranalysen für die jeweilige Haltungstemperatur charakteristisch zu sein scheinen, wenn auch über ihre Bedeutung bisher nicht einmal spekuliert werden kann. Kurzfristige, wie z. B. tagesperiodische Konzentrationsschwankungen in der Hämolymphe sind zudem durch Veränderungen des Verhältnisses von intracellulärem

zu extracellulärem Wasser möglich (Hayes *et al.*, 1970). Wie bei *Cophopodisma pyrenae* (Marty u. Zalta, 1967) treten auch bei *Gryllus bimaculatus* temperaturbedingte Unterschiede im Proteinmuster der Hämolymphe auf, die wohl als unterschiedliche Enzyme anzusprechen sind.

Die Kältestarre bei tiefen Temperaturen betrifft nicht das gesamte Tier mit allen seinen Organen. Ähnliche Ergebnisse sind schon an einer Reihe von Tieren gefunden worden; bei einer Temperaturadaptation im Sinne einer Homöostase des Ganztieres reagieren isolierte Organe dennoch sehr verschieden (Jankowsky, 1966; Newell, 1966; Hochachka, 1967; Somero *et al.*, 1971). Der Sauerstoffverbrauch von *Gryllus bimaculatus* verläuft mit einem Q_{10} -Wert von etwa 2,5 streng temperaturabhängig. Dennoch muß bei niedrigen Temperaturen mehr Energie erzeugt werden und damit für Umbauprozesse zur Verfügung stehen, als mit einfachen Atmungsmessungen am Ganztier erfaßt wird. Für diese Hypothese spricht die Erhöhung des Lactat/Pyruvat-Verhältnisses, also ein zunehmend anaerober Stoffwechsel bei 13 und 10°C, ermöglicht durch die Konzentrationszunahme an neutralen Hexosen und damit einem erhöhten Substratdruck auf das Pyruvat.

Besonderes Interesse haben gerade in jüngster Zeit tagesperiodisch wechselnde Temperaturen erfahren. Die vielfach widersprüchlichen Resultate wurden fast ausschließlich an den Parametern der Entwicklungsgeschwindigkeit (Ellingsen, 1969; Remmert u. Wunderling, 1970; Benestad, 1970; Braune, 1971) und der Lebenserwartung der Tiere (Hollingsworth, 1968; Nayar, 1972) erarbeitet. Unsere Studien lassen für die Wechseltemperatur $-1,5/+20^{\circ}\text{C}$ die Auswertung sehr unterschiedlicher Parameter zu. Diese Wechseltemperatur bringt keine erkennbaren Vorteile für die Entwicklungsgeschwindigkeit und Gewichtszunahme von *Gryllus bimaculatus* gegenüber dem rechnerischen Mittelwert von 13°C (Ferkau u. Hoffmann, in litt.), doch nimmt die Mortalität der Tiere erheblich ab. Auch in bezug auf die biochemische Zusammensetzung der Grillen liefert die gebotene Wechseltemperatur kein einheitliches Bild, ihre Wirkung entspricht teilweise der Mitteltemperatur von 13°C , meist aber einer konstant höheren und für die Tiere damit günstigeren Temperatur (Tabelle 3). Einzelne Parameter können sich offenbar sehr verschieden verhalten, eine Deutung erscheint verfrüht. So sind auch der Übertragbarkeit unserer Resultate sehr enge Grenzen gezogen. Zwar ließen sich bei unseren Versuchen Beziehungen zu entsprechenden Untersuchungen an Krebsen (*Orconectes limosus*) und Spinnen (*Tegenaria atrica*) herstellen; wie zur Zeit laufende Untersuchungen an im Wachstum befindlichen Larvenstadien von *Gryllus bimaculatus* jedoch zeigen, ist ihre biochemische Zusammensetzung weniger von der Haltungstemperatur als von der Nahrungsqualität abhängig (Merkel, 1973). Der kaltstenotherme Bachflohkrebs *Gammarus spec.* zeigt einen sehr konstanten Protein- und

Tabelle 3. Gesamtwassergehalt und organische Bestandteile aus der Ganztieranalyse von *Gryllus bimaculatus* in mg/g Frischgewicht. Vergleich von $-1,5/+20^{\circ}\text{C}$ mit 13°C

		13°C	$-1,5/+20^{\circ}\text{C}$	Stat. Signifikanz P der Differenzen $13^{\circ}-1,5/+20^{\circ}\text{C}$	AT, der die Werte aus $-1,5/+20^{\circ}\text{C}$ entsprechen
Wassergehalt	♀ $627,44 \pm 33,24^a$ ♂ $678,50 \pm 42,52$		$684,34 \pm 21,90$ $724,33 \pm 33,95$	$<0,001$ $<0,01$	$+27^{\circ}\text{C}$ $+27^{\circ}\text{C}$
Gesamtprotein	♀ $111,48 \pm 13,09$ ♂ $113,46 \pm 8,02$		$94,99 \pm 13,17$ $93,50 \pm 25,59$	$<0,01$ $<0,05$	$+27^{\circ}\text{C}$ $10-13^{\circ}\text{C}$
Gesamtlipide	♀ $123,04 \pm 34,68$ ♂ $42,27 \pm 28,04$		$99,23 \pm 33,47$ $31,15 \pm 17,59$	$>0,05$ $>0,05$	$13-20^{\circ}\text{C}$ $13-20^{\circ}\text{C}$
Niedermolekulare Kohlenhydrate	♀ $2,90 \pm 0,78$ ♂ $3,38 \pm 0,77$		$2,05 \pm 0,56$ $2,97 \pm 0,90$	$<0,001$ $>0,05$	$+20^{\circ}\text{C}$ $13-20^{\circ}\text{C}$
Säure- und alkali- lösliche Polysaccharide	♀ $2,95 \pm 0,85$ ♂ $4,66 \pm 0,69$		$2,13 \pm 0,62$ $2,43 \pm 0,32$	$<0,05$ $<0,001$	$13-20^{\circ}\text{C}$ $20-27^{\circ}\text{C}$
Ninhydrinpositive Substanzen	♀ $7,77 \pm 1,12$ ♂ $9,61 \pm 0,79$		$8,09 \pm 1,37$ $9,58 \pm 1,20$	$>0,05$ $>0,05$	13°C 13°C

^a Mittelwert $\pm$ Standardabweichung.

Lipidspiegel im gesamten langfristig tolerierten Temperaturbereich von 5—20°C (Teckelmann, in litt.) bei gleichbleibender Nahrungsqualität.

Ökologisch bemerkenswert erscheint, daß ein als „thermophil“ geltendes Tier wie die Mittelmeerfeldgrille sehr viel stärkere Temperaturschwankungen und sehr viel tiefere Temperaturen erträgt als viele Arten wie z.B. *Drosophila* (Smith, 1957), die hinsichtlich ihrer Temperatursprüche im Freiland nicht als wählerisch erscheinen.

Literatur

- Adiyodi, K. G., Nayer, K. K.: Hemolymph proteins and reproduction in *Periplaneta americana*. Curr. Sci. **23**, 587—588 (1968).
- Armitage, K. B., Buikema, A. L., Willems, N. J.: Organic constituents in the annual cycle of the crayfish *Orconectes nais* (F.). Comp. Biochem. Physiol. **41** 4 A, 825—842 (1972).
- Babinskas, E. M.: Der Sauerstoffverbrauch adulter männlicher *Gryllus bimaculatus* in Abhängigkeit von der Haltungstemperatur. Staatsexamensarbeit, Erlangen (1973).
- Baldwin, J., Alekskiuk, M.: Adaptation of enzymes to temperature: Lactate and malate dehydrogenases from *Platypus* and *Echidna*. Comp. Biochem. Physiol. **44** B, 363—370 (1973).
- Barlow, J. S.: Fatty acids in some insect and spider fats. Canad., J. Biochem. **42**, 1365—1374 (1964).
- Benestad, E.: Food consumption at various temperature conditions in larvae of *Syrphus corollae* (Fabr.). Norsk. ent. Tidsskr. **17**, 87—91 (1970).
- Braune, H. J.: Der Einfluß der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen (Heteroptera, Miridae). Oecologia (Berl.) **8**, 223—268 (1971).
- Bullock, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. Biol. Rev. **30**, 311—342 (1955).
- Bursell, E.: The excretion of nitrogen in insects. Advanc. Insect Physiol. **4**, 33—69 (1967).
- Burse, C. R., Lane, C. E.: Ionic and protein concentration changes during the moult cycle of *Penaeus duorarum*. Comp. Biochem. Physiol. **40** A, 155—162 (1971).
- Burton, K.: A study on the conditions and mechanism of the diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of deoxyribonucleic acid. Biochem. J. **62**, 315—323 (1956).
- Chefurka, W.: Some comparative aspects of the metabolism of carbohydrates in insects. Ann. Rev. Ent. **10**, 345—373 (1965).
- Chinzei, Y., Tojo, S.: Nucleic acid changes in the whole body and several organs of the silkworm, *Bombyx mori*, during metamorphosis. J. Insect Physiol. **18**, 1683—1698 (1972).
- Cloudsley-Thompson, J. L.: Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. London-New York: Academic Press 1961.
- Collatz, K.-G.: Das Lipidspektrum des Flußkrebsses *Orconectes limosus* und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Z. vergl. Physiol. **65**, 274—290 (1969).
- Collatz, K.-G.: Temperature dependence of storage processes in crayfish and spiders. Symposium at Obergurgl, Austria, Sept. (1972).
- Collatz, K. G., Speck, U.: Gesamtbestand an organischen Substanzen der Spinne *Tegenaria atrica* im Vergleich zu *Protophormia terrae novae* (Dipt.) und *Orconectes limosus* (Crust.). Z. vergl. Physiol. **70**, 35—44 (1970).

- Davis, B. G.: Disc electrophoresis II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **121**, 404—427 (1964).
- Ellingsen, I.-J.: Effect of constant and varying temperature on development, feeding and survival of *Adalia bipunctata* (Coccinellidae). *Norsk. ent. T.* **16**, 121—125 (1969).
- Farkas, T., Herodek, S.: The effect of environmental temperature on the fatty acid composition of crustacean plankton. *J. Lipid Res.* **5**, 369—373 (1964).
- Fast, P. G.: *Can. J. Biochem.* **45**, 503—505 (1967). Zitiert aus: Hutchins, R. F. N., Martin, M. M. (1968).
- Fawcett, D. W., Lyman, C. P.: The effect of low-environmental temperature of depot fat in relation to hibernation. *J. Physiol. (Lond.)* **126**, 235—237 (1954).
- Florkin, M.: The free amino acids of insect hemolymph. Fourth Int. cong. Biochem. **12**, 63—73 (1959).
- Florkin, M., Scheer, B. T.: Chemical zoology, vol. V, part A. New York-London: Academic Press 1970.
- Fraenkel, G., Hopf, H. S.: The physiological action of abnormally high temperatures on poikilothermic animals. I. Temperature adaptation and the degree of saturation of the phosphatides, *Biochem. J.* **34**, 1085—1092 (1940).
- Geest, L. P. S. van der: Effect of diets on the hemolymph proteins of larvae of *Pieris brassicae*. *J. Insect Physiol.* **14**, 537—542 (1968).
- Geigy, J. R.: Wissenschaftliche Tabellen, Basel 1968.
- Handel, E. van: Non dependence of the saturation of depot fat on temperature and photoperiod in a hibernating mosquito. *J. exp. Biol.* **46**, 487—490 (1967).
- Harwood, R. F., Takata, N.: Effect of photoperiod and temperature on fatty acid composition of the mosquito *Culex tarsalis*. *J. Ins. Physiol.* **11**, 711—716 (1965).
- Hayes, D. K., Mensing, E., Schechter, M. S.: Electrophoretic patterns of proteins in hemolymph obtained from the adult Madeira cockroach *Leucophaea maderae* (F.) during a twentyfour hour period. *Comp. Biochem. Physiol.* **34**, 733—737 (1970).
- Heitlindemann, H.: The influence of fluctuating temperatures on metabolism of *Tenebrio molitor* L. Symposium at Obergurgl, Austria, Sept. (1972).
- Herrmann, R., Alkemade, C. Th. J.: *Flammenphotometrie*, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.
- Herrmann, R., Sxellhorn, H.: *Flammenphotometrische Ultramikroanalyse von Na, K, Ca im Serum*. *Z. ges. exp. Med.* **122**, 84 (1953).
- Hinsberg, K., Lang, K.: *Medizinische Chemie*, 3. Aufl. München-Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1957.
- Hochachka, P. W.: Organization of metabolism during temperature compensation. In: *Molecular mechanisms of temperature adaptation*, Prosser, C. L., Ed., American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C. 177—203 (1967).
- Hollingsworth, M. J.: Environmental temperatures and life span in poikilotherms. *Nature (Lond.)* **218**, 869—870 (1968).
- Hollweg, G.: Die Hämolympheproteine der Baumwollwanze (*Dysdercus intermedius*) im Verlauf der Entwicklung. *Naturwissenschaften* **57**, 140 (1970).
- Hutchins, R. F. N., Martin, M. M.: The lipids of the common house cricket, *Acheta domestica* L. I. Lipid classes and fatty acid distribution. *Lipids* **3**, 247—249 (1968).
- Irving, L.: *Zoophysiology and ecology 2. Arctic life of birds and mammals*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1972.
- Jankowsky, H.-D.: The effect of adaptation temperature on the metabolic level of the eel *Anguilla vulgaris* L. *Helg. wiss. Meeresunters.* **13**, 402—407 (1966).

- Johnston, P. V., Roots, B. J.: Brain lipid fatty acids and temperature acclimation. *Comp. Biochem. Physiol.* **11**, 303—309 (1964).
- Kayama, M., Tsuchiya, Y., Mead, J. F.: A model experiment of aquatic food chain with special significance in fatty acid conversion. *Bull. Jap. Society of Scientific Fisheries* **29**, 452—459 (1963).
- Kilby, B. A.: The biochemistry of the insect fat body. *Advanc. Insect Physiol.* **1**, 112—174 (1963).
- Kirchner, W.: Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen. *Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **71**, 1—72 (1964).
- Krishnakumaran, A.: On some biochemical aspects of the moult cycle in *Gryllus*. *Biol. Zbl.* **81**, 5, 529—538 (1962).
- Krüger, F.: Zwei neue Temperaturorgeln. *Verhdlg. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Wilhelmshaven* (1951), S. 263—267.
- Kulkarni, A. P., Mehrotra, K. N.: Amino acid nitrogen and proteins in the hemolymph of adult desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.* **16**, 2181—2199 (1970).
- Lang, C. A.: The effect of temperature on the growth and chemical composition of the mosquito. *J. Insect. Physiol.* **9**, 279—286 (1963).
- Lee, Y., Takahashi, T.: An improved colorimetric determination of amino acids with the use of ninhydrin. *Analyt. Biochem.* **14**, 71—77 (1966).
- Lewis, R. W.: Temperature and pressure effects on the fatty acids of some marine ectotherms. *Comp. Biochem. Physiol.* **6**, 75—89 (1962).
- Linzen, B., Wyatt, G. R.: The nucleic acid content of tissues of *Cecropia* silkworm pupae. *Biochim. biophys. Acta* (Amst.) **87**, 188—198 (1964).
- Locke, M., Collins, J. V.: *Science* **155**, 467 (1967). Zit. aus: Florkin, M., Scheer, B. T., *Chemical zoology*, vol. VI, part B. New York-London: Academic Press 1971.
- Marty, R., Zalta, J.-P.: Analyse électrophorétique en gel d'acrylamide des protéines de *Gryllus campestris*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, Ser. D. **263**, 180—182 (1966).
- Mattenheimer, H.: *Mikromethoden für das klinisch-chemische und biochemische Laboratorium*, 2. Aufl. Berlin: de Gruyter 1966.
- Maurer, H. R.: *Diskelektrophorese*. Berlin: de Gruyter 1968.
- Mejbaum, W.: Estimation of small amounts of pentose especially in derivatives of adenylic acid. *Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem.* **258**, 117—120 (1939).
- Merkel, G.: Der Einfluß verschiedener Diäten auf den Stoffhaushalt von *Gryllus bimaculatus* bei zwei konstanten Haltungstemperaturen. Diplomarbeit, Erlangen (1973).
- Munson, S. C.: Some effects of storage at different temperatures on the lipids of the American roach and on the resistance of this insect to heat. *J. econ. Ent.* **46**, 657—666 (1953).
- Nayar, J. K.: Effects of constant and fluctuating temperatures on life span of *Aedes taeniorhynchus* adults. *J. Insect. Physiol.* **18**, 1303—1314 (1972).
- Nettles, W. C., Brenda, P.: Trehalose and other carbohydrates in *Anthonomus grandis*, *Heliothis zea* and *Heliothis virescens* (Lepidopt.) During growth and development. *J. Insect Physiol.* **17**, 657—675 (1971).
- Newell, R. C.: The effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. *Nature* (Lond.) **212**, 427—428 (1966).
- Nowosielski, J. W., Patton, R. L.: Daily fluctuation in the blood sugar concentration of the house cricket, *Gryllus domesticus* L. *Science* **144**, 180—181 (1964).

- Nowosielski, J. W., Patton, R. L.: Variation in the hemolymph protein-, amino acid- and lipid levels in adult house crickets, *Acheta domesticus*, of different ages. *J. Insect Physiol.* **11**, 263—270 (1965).
- Pappas, P. W., Rödrück, G. E., Diebolt, J. R.: Protein and enzyme variations in *Drosophila*. *Comp. Biochem. Physiol.* **40 B**, 1029—1035 (1971).
- Pichon, Y.: Ionic content of hemolymph in the cockroach *Periplaneta americana*. A critical analysis. *J. exp. Biol.* **53**, 195—209 (1970).
- Precht, H.: Anpassung wechselwarmer Tiere zum Überleben extremer Temperaturen. *Naturw. Rundschau* **16**, 9—16 (1963).
- Precht, H.: Der Einfluß normaler Temperaturen auf Lebensprozesse bei wechselwarmen Tieren unter Ausschluß der Wachstums- und Entwicklungsprozesse. *Helg. wiss. Meeresunters.* **18**, 487—548 (1968).
- Precht, H., Basedow, T., Bereck, R., Lange, F., Thiede, W., Wilke, L.: Reaktionen und Adaptationen wechselwarmer Tiere nach einer Änderung der Anpassungstemperatur und der zeitliche Verlauf. *Helg. wiss. Meeresunters.* **13**, 369—401 (1966).
- Prosser, C. L., Brown, F. A.: Comparative animal physiology. Philadelphia-London: Saunders 1966.
- Ramsey, J. A., Brown, R. H. J.: Simplified apparatus and procedure for freezing point determinations upon small volumes of fluid. *J. sci. Instrum.* **32**, 372—375 (1955).
- Rao, K. P.: Physiology of acclimation to low temperature on poikilotherms. *Science* **137**, 682—683 (1962).
- Remmert, H., Wunderling, K.: Temperature differences between arctic and alpine meadows and their ecological significance. *Oecologia (Berl.)* **4**, 208—210 (1970).
- Richards, A. G.: *Ann. Entomol. Soc. Am.* **50**, 355 (1963a). *Zit. aus: Rockstein, M., The physiology of insects*, vol. III. New York-London: Academic Press 1964.
- Richardson, C. H.: The determination of the blood volume of insect larvae. *Ann. ent. Soc. Am.* **24**, 503—507 (1931).
- Roe, J. E.: The determination of sugar in blood and spinal fluid with anthrone reagent. *J. biol. Chem.* **212**, 335—343 (1955).
- Schales, O., Schales, S. S.: A simple and accurate method for the determination of chloride in biological fluids. *J. biol. Chem.* **140**, 879—884 (1941).
- Schmidt, G. H.: Veränderungen im Gehalt an energieliefernden Reservestoffen während der Kastendifferenzierung von *Formica polyctena*. *Biol. Zbl.* **86**, 6—66 (1967).
- Schwemmler, W.: Physiko-chemische Korrelation zwischen Lebewesen, Lebensraum und Symbiose am Beispiel der Hemipteren. *Verhdlg. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Helgoland*, S. 144—149 (1971).
- Somero, G. N.: Pyruvate kinase variants of the alaskan king-crab. *Biochem. J.* **114**, 237—241 (1969).
- Somero, G. N., Hochachka, P. W.: Biochemical adaptation to the environment. *Amer. Zoologist* **11**, 159—167 (1971).
- Sømme, L.: The effect of temperature, anoxia or injection of various substances on hemolymph composition and supercooling in larvae of *Anagasta kühniella*. *J. Insect Physiol.* **12**, 1069—1083 (1966).
- Speck, U., Urich, K.: Das Schicksal der Nährstoffe bei dem Flußkrebs *Orconectes limosus*: Einbau von Glucose-U-¹⁴C, Glutamat-U-¹⁴C und Palmitat-U-¹⁴C in die verschiedenen Stoffklassen. *Z. vergl. Physiol.* **63**, 395—404 (1969).
- Speck, U., Urich, K.: Quantitative Bedeutung der Reservestoffe für Chitinsynthese, Energiestoffwechsel und osmotische Vorgänge während der Häutung des Flußkrebses *Orconectes limosus*. *Z. vergl. Physiol.* **71**, 286—294 (1971).

- Speck, U., Urich, K.: Das Schicksal der Nährstoffe bei dem Flußkrebs *Orconectes limosus*. III. Chemische Umwandlung U-¹⁴C markierter Nährstoffe in den resorbierenden Geweben. J. comp. Physiol. **77**, 278—286 (1972).
- Speck, U., Urich, K., Hahmann, R.: Der Stoffbestand des Flußkrebses *Orconectes limosus*: Jahreszyklus und Organverteilung. J. comp. Physiol. **77**, 287—305 (1972).
- Stephen, W. P., Johnson, O. W.: Qualitative changes in insect blood proteins after freezing. J. Kansas ent. Soc. **35**, 189—196 (1962).
- Sutcliffe, D. W.: The chemical composition of the hemolymph in insects and some other arthropods in relation to their phylogenie. Comp. Biochem. Physiol. **9**, 121—135 (1963).
- Tobias, J. M.: Potassium and sodium in tissues of silkworm. J. cell. comp. Physiol. **31**, 143—148 (1948).
- Trappe, W.: Modifikation der Jodzahlbestimmungsmethode nach H. P. Kaufmann für kleine und kleinste Fettmengen. Biochem. Z. **296**, 180—185 (1938).
- Uhler, L. D., Crispen, C. R., Mc Cornick, D. B.: Free amino acid patterns during development of *Eurosta solidaginus*. Comp. Biochem. Physiol. **38 B**, 87—91 (1971).
- Walker, P. R., Hill, L., Baley, E.: Feeding acticity, respiration, and lipid and carbohydrate content of the male desert locust during adult development. J. Insect Physiol. **16**, 1001—1015 (1970).
- Wang, Ch.-M., Patton, R. L.: The separation and characterization of the hemolymph proteins of several insects. J. Insect. Physiol. **14**, 1069—1075 (1968).
- Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Stuttgart: Gustav Fischer 1967.
- Wohlschlag, D. E.: Metabolism of an Antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. Ecology **41**, 287—292 (1960).
- Wülker, W., Meier, W., Bertau, P.: Untersuchungen über die Hämolympheproteine der Chironomiden (Dipt.). Z. Naturforsch. **24b**, 110—116 (1969).
- Wyatt, G. R.: The biochemistry of insect hemolymph. Ann. Rev. Entomol. **6**, 75—102 (1961).
- Yoo, Ch. M.: Studies on the hemolymph proteins of the pine moth *Dendrolimus apsectabilis* I. Hemolymph protein concentration of the pine moth during growth and metamorphosis. Sci. Res. Ass. of T. P. C. **9**, 1—5 (1970).

Dr. Klaus-Hubert Hoffmann
II. Zoologisches Institut der Universität
D-8520 Erlangen
Bismarckstraße 10
Bundesrepublik Deutschland

LEBENS LAUF

Am 15. September 1946 wurde ich als Sohn des selbständigen Schreinermeisters Heinrich Hoffmann und seiner Ehefrau Ingeborg, geb. Lehmann (Volksschullehrerin), in Erlangen geboren. Ich habe die deutsche Staatsangehörigkeit. Die Volksschule besuchte ich von 1952 bis 1956 in Erlangen. Im Herbst 1956 wechselte ich zur Ohm-Oberrealschule, mathematisch-naturwissenschaftliches Gymnasium in Erlangen, über und legte dort im Sommer 1965 die Reifeprüfung ab. Seit dem Wintersemester 1965/66 studierte ich an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg Biologie, Chemie und zwei Semester Geographie für das Lehramt an Höheren Schulen, wo ich im Frühjahr 1970 die Wissenschaftliche Prüfung für das Staatsexamen in den Fächern Biologie und Chemie ablegte. Die vorliegende Dissertation begann ich im Sommer 1970 bei Herrn Prof. Dr. H. Remmert. Am 19. Februar 1971 heiratete ich meine Frau Jana Hoffmann, geb. Bojasova. Seit 1. April 1971 bin ich als Verwalter der Dienste eines Wissenschaftlichen Assistenten an der Friedrich-Alexander-Universität in Erlangen beschäftigt.

